N° 8. **E. Mayr,** Cambridge, Mass. — Die denkmöglichen Formen der Artentstehung.

Die Erklärung der beinahe unendlichen Mannigfaltigkeit der Natur ist eines der schwierigsten Evolutionsprobleme. Wir sind davon überzeugt, dass die Millionen der Tier- und Pflanzenarten von gemeinsamen Vorfahren abstammen und doch scheint gerade die scharfe Abgrenzung der Arten gegeneinander im Widerspruch mit dem Grundgedanken der langsamen Evolution zu sein. In der Tat ist die Frage nach der Vervielfältigung der Arten, nach dem Aufsplittern der Arten, eines der ältesten und schärfst umkämpften Evolutionsprobleme. Eine mehr oder minder zufriedenstellende Lösung ist merkwürdigerweise erst in den letzten 25 Jahren allgemein angenommen worden.

Wie so oft in der Geschichte der Wissenschaft so war auch hier eine Begriffsverwirrung das Haupthemmnis. Es ist ein bekanntes Paradox in der Geschichte der Evolutionsforschung, dass Darwin sein Hauptwerk „Über die Entstehung der Arten" betitelte, sich in diesem Werk aber fast ausschliesslich mit den Allgemeinproblemen der Evolution beschäftigte. Die Lösung des Problems der Artenstehung, der Aufteilung einer Art in mehrere, hat Darwin durchaus nicht gefördert. Das hatte zwei Gründe. Einerseits musste sich Darwin mit allen Mitteln bemühen, den Evolutionsgedanken seinen Lesern schmackhaft zu machen. Bewusst oder unbewusst stellte er daher die Abgrenzung der Arten voneinander so unscharf dar wie nur möglich. Wenn man, wie Darwin das tat, behauptet, dass Arten und Varietäten fliessend ineinander übergehen und dass ihre Abgrenzung etwas rein subjektives ist, dann hat man das Problem der Artentstehung quasi aus dem Wege geschafft. Es

würde zu weit führen, hier im einzelnen auf alle Schwächen in Darwin's Beweisführung einzugehen. Einige seien jedoch erwähnt. Der doppeldeutige Gebrauch des Wortes Varietät, sowohl für individuelle Varianten wie für geographische Rassen, war einer seiner Irrtümer, ein andrer sein Versäumnis, die Art als Population zu definieren.

Ebenso schwerwiegend ist die Tatsache, dass sich bei Darwin und bei vielen andern Autoren zwei recht verschiedene biologische Erscheinungen unter dem Wort Artentstehung verbergen, nämlich einerseits jede stammesgeschichtliche Abänderung einer Entwicklungsreihe und anderseits die Aufteilung einer einheitlichen Entwicklungsreihe in mehrere, die eigentliche Vervielfältigung (Vermehrung) der Arten. Wenn wir heute von „Speciation" oder Artentstehung reden, dann meinen wir diese „Multiplication of species", diese Artvervielfältigung. Die Doppeldeutigkeit des Ausdrucks Artentstehung war Darwin keineswegs klar, im Gegenteil dachte er, das Problem der Vervielfältigung wäre gelöst, sobald das Problem der stammesgeschichtlichen Änderung an sich bewiesen wäre. Eine kurze Überlegung zeigt aber, dass dies keineswegs der Fall ist.

Es ist aber nicht genug mit dieser einen Begriffsklärung. Wir müssen noch einige weitere Punkte klar stellen, ehe wir die verschiedenen Lösungen im einzelnen besprechen können, die für das Problem der Artentstehung vorgeschlagen worden sind. Zu allererst müssen wir uns darüber einigen, was wir unter dem Wort *Art* verstehen. Wenn wir, mit Plato, die Art als einen Eidos betrachten, dann ist Artentstehung einfach das Erzeugen eines neuen *Eidos* oder, wie wir in der Biologie sagen, eines neuen morphologischen Typs. Die Systematiker haben durch bittere Erfahrung gelernt, dass eine solch rein typologisch-morphologische Artauffassung der natürlichen Situation keineswegs gerecht wird. Wollte man eine solche Artauffassung verteidigen, dann müsste man alle Farb- und Formvarianten als verschiedene Arten betrachten. Dann würden selbst Geschlechts- und Altersunterschiede zu Artcharakteren. Die Synonymen-Listen der Systematiker beweisen, wie irreführend solch eine rein morphologische Artauffassung ist. Die Artentstehungs-Hypothesen eines de Vries und seiner Zeitgenossen sind gescheitert, weil sie von dieser irreführenden morphologischen Artdefinition ausgingen.

Die Studien der letzten hundert Jahre haben eindeutig erwiesen, dass natürliche Arten nicht nur im allgemeinen morphologisch verschieden sind, sondern noch zwei weitere ausserordentlich wichtige biologische Eigenschaften besitzen:

1. Jede Art ist eine Fortpflanzungsgemeinschaft, die durch eine Fortpflanzungsschranke von allen andern Arten getrennt ist.

2. Jede Art ist eine natürliche Population. Darunter verstehen wir nicht nur die Tatsache, dass die zu einer Population gehörigen Individuen miteinander fortpflanzungsfähig sind, sondern auch dass jedes Individuum einer Art normalerweise genetisch einzigartig ist. Mit Ausnahme eineiiger Zwillinge sind alle Individuen geschlechtlich sich fortpflanzender Arten genetisch voneinander verschieden. Man kann also eine Art nicht mehr typologisch charakterisieren, sondern nur noch statistisch, durch Mittelwerte, Variationsbreiten, Genhäufigkeiten, und dergleichen.

Eine klare biologische Charakterisierung der Art ist eine unerlässliche Voraussetzung für eine erfolgreiche Besprechung des Vorganges der Artentstehung. Es ist nun klar, dass unter den vielen denkmöglichen Artentstehungsprozessen nur diejenigen eine Wirklichkeitsaussicht haben, die erstens zur Entstehung einer neuen Population führen und zweitens eine wirksame Fortpflanzungsschranke gewährleisten. An dieser doppelten Klippe sind schon viele Artentstehungstheorien gescheitert, wie z.B. die Mutationstheorie von de Vries und ähnliche Theorien der ursprünglichen Mendelianer. Wenn die einfache Tatsache eines genetischen Unterschiedes genügen würde um eine neue Art zu erzeugen, dann wäre jeder Zuhörer dieses Vortrages der Vertreter einer anderen Art.

Verschiedene Versuche sind schon gemacht worden, ein logisches System für die verschiedenen Möglichkeiten der Artentstehung zu finden. Huxley (1942) unterschied geographische, ökologische und genetische Artbildung. Diese Kriterien überdecken sich aber leider, denn jede geographische Artentstehung, z.B., ist gleichzeitig auch genetisch und ökologisch; alle ökologische Artbildung ist gleichzeitig auch räumlich und genetisch. Auch Sewall Wright's (1949) wesentlich detailliertere Einteilung in 10 Möglichkeiten der Artentstehung scheint mir nicht den wirklich grundlegenden Faktoren gerecht zu werden. Vielleicht ist es in der Tat noch zu früh, ein umfassendes System aufzustellen, denn wir wissen ja bis jetzt

noch so gut wie nichts über Artbildung bei den niederen Wirbellosen. Das was wir wissen, passt jedoch so gut zu den an den Wirbeltieren gemachten Befunden, dass ein allgemeines System vielleicht doch schon gewagt werden kann.

Tab. 1: *Die denkmöglichen Formen der Artentstehung*

A. Stammesgeschichtliche Artabänderung

1..... *(a)* Autogene Änderung (durch Mutation, Selektion, usw.)

2..... *(b)* Allogene Änderung (durch Genaustausch mit anderen Arten, Verbastardierung)

3..... B. Verschmelzung zweier Arten

C. Echte Artvervielfältigung

I. *Sofortige Artvervielfältigung (durch Individuen)*

(a) genetisch

4..... 1. Mutation in asexueller „Art"

5..... 2. Systemische Mutation (Goldschmidt)

(b) cytologisch

6..... 1. Chromosomenmutation (Translokation usw.)

7..... 2. Autopolyploidie

8..... 3. Allopolyploidie

II. *Allmähliche Artvervielfältigung (durch Populationen)*

9..... *(a)* Sympatrische Artbildung

10..... *(b)* Semigeographische Artbildung

(c) Geographische Artbildung

11..... 1. Isolierung einer Kolonie, die während der Isolierung Isolationsmechanismen erwirbt.

12..... 2. Aussterben der Zwischenglieder in einer Populationskette, deren Endpopulationen bereits reproduktiv isoliert sind.

Meine eigene Einteilung beruht auf drei Hauptkriterien.

(1) Ob nur eine stammesgeschichtliche Artänderung vorliegt oder eine wirkliche Artvermehrung;

(2) Ob die Artvermehrung plötzlich stattfindet oder allmählich ist;

(3) Ob die Artvermehrung mit oder ohne geographische Trennung stattfindet.

Unter Berücksichtigung einiger weiterer, weniger wichtiger Unterkategorien kommen wir zu einem System mit 12 denkbaren Artentstehungsmöglichkeiten (Tab. 1).

Diese 12 denkmöglichen Formen der Artentstehung wollen wir nun in grossen Zügen besprechen und die Wahrscheinlichkeit ihres Vorkommens untersuchen.

Stammesgeschichtliche Artabänderung

Die allmähliche evolutionäre Änderung beinahe aller Arten im Laufe der geologischen Geschichte ist so wohl bekannt, dass man darüber kein Wort mehr zu verlieren braucht. Aber immer wieder muss betont werden, dass das keineswegs zu einer Artvermehrung führt. Solch eine stammesgeschichtliche Transformation ist keineswegs „speciation“ im modernen Sinne dieses Wortes und ist hier nur der Vollständigkeit halber erwähnt.

Verschmelzung zweier Arten

Dieser Vorgang, der genau das Gegenteil von Artvermehrung ist, ist eigentlich ein logischer Widerspruch. Nach der modernen Artdefinition sind Arten reproduktiv isoliert. Wie können dann zwei so definierte Arten ineinander aufgehen ? Nur dann, wenn die Isolations-Mechanismen plötzlich versagen, und das scheint vor allem bei ökologischen Isolationsmechanismen gelegentlich vorzukommen. Allerdings kommt man in Schwierigkeiten, wenn man nach konkreten Fällen sucht. Die meisten, die in der Literatur aufgezählt werden, sind eigentlich Verbastardierungszonen zwischen wohldifferenzierten Subspezies, die in der Literatur fälschlich als Arten angeführt werden.

Ein potentiell interessanter Fall ist derjenige der *Drosophila americana*, die Patterson als Hybridisationsprodukt von *D. novamexicana* und D. *texana* ansieht. Er wurde zu dieser Hypothese durch die geographische Verbreitung der Genanordnungen dieser 3 Arten geführt (Fig. 1).

Es zeigt sich aber, dass die chromosomale Variation von *D. americana* nicht gleichmässig verteilt ist, wie das in einem Hybridationsprodukt zu erwarten wäre. Vielmehr stimmen die westlichen *americana* mit *novamexicana* und die östlichen *americana* mit *texana* überein. Offensichtlich war also die geographische Variation von *americana* das primäre, und durch geographische Artbildung ist im Westen *novamexicana* und im Südosten *texana* entstanden.

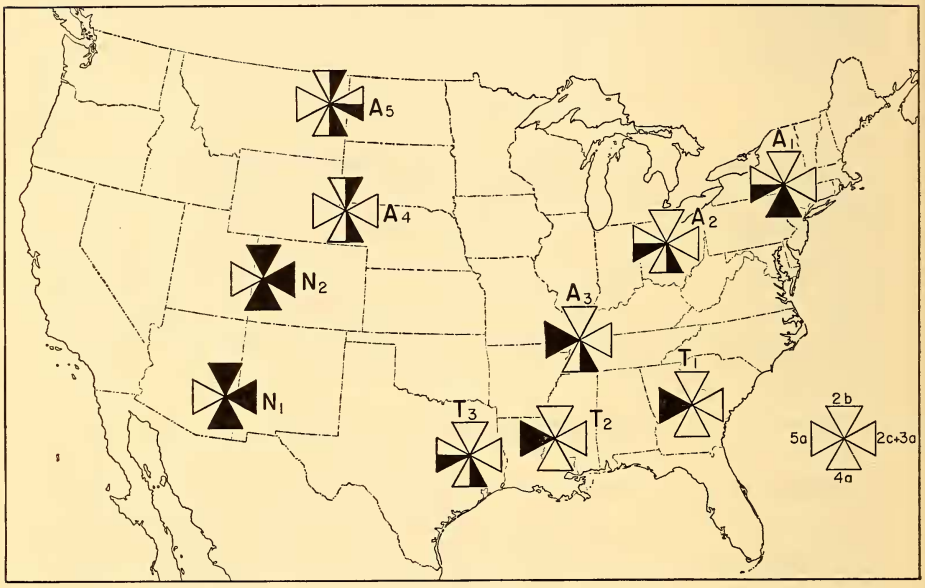

Fig. 1.

Verbreitung diagnostischer Genanordnungen bei *Drosophila americana* (A_1-A_5), *D. texana* (T_1-T_3), und *D. novamexicana* (N_1-N_2). Vorhandensein der Inversionen 2*b*, 2*c* und 3*a*, 4*a*, and 5*a* durch gefüllte Kreuzarme, Fehlen dieser Inversionen durch leere Kreuzarme angedeutet. Ein halbgefüllter Arm bezeichnet Polymorphismus für die betreffende Inversion. Jedes Kreuz summiert den Chromosomenbestand einiger verwandter und benachbarter Populationen (Nach Hsu 1952).

Im allgemeinen kann man sagen, dass die Verschmelzung zweier Arten zu einer einzigen im Tierreich ausserordentlich selten zu sein scheint. In der Tat ist mir nicht ein einziger einwandfrei bewiesener Fall bekannt.

Sofortige Artentstehung durch Mutation

Sofortige Artbildung kann man definieren als „die Erzeugung eines einzelnen Individuums, das reproduktiv von der Elternart isoliert ist und reproduktiv sowohl wie ökologisch fähig ist, eine neue Artpopulation (Fortpflanzungsgemeinschaft) zu begründen".

Das plötzliche Erscheinen eines neuen Typs, der nicht mehr zur Fortpflanzungsgemeinschaft der Eltern gehört, wurde von früheren Autoren als eine weitverbreitete und beinahe selbstverständliche Möglichkeit angesehen. Nach DE VRIES entstehen neue Arten durch solche Mutationen, aber wir wissen jetzt, dass sich DE VRIES und seine Zeitgenossen darin getäuscht haben. Mutationen sind durchaus keine seltenen Ereignisse, sondern in einem höheren Organismus mit 50.000 oder mehr Loci könnte es leicht sein, dass beinahe jedes Individuum mindestens eine neue Mutation trägt. Solch ein Mutieren erhöht dauernd die Genvariabilität der Population, führt aber keineswegs zu einer Teilung der Mutterart in mehrere Tochterarten. Die Hypothese der Artentstehung durch Mutation ignoriert beide Grundbedingungen der Artentstehung: Fortpflanzungsisolation und Populationsneugründung.

Dennoch gibt es einen Sonderfall, bei dem man die Möglichkeit mutativer, sofortiger Artentstehung erwägen muss, nämlich bei sich asexuell fortpflanzenden Organismen. Hier steht man aber leider vor einem terminologischen Dilemma. Da die asexuelle Art keine Fortflanzungsgemeinschaft ist, muss man sie morphologisch charakterisieren; da aber eine einzige Mutation eine morphologische Änderung hervorrufen kann, kann eine solche Mutation tatsächlich eine neue „Art" erzeugen, nur ist solch eine Art nicht gleichwertig mit einer neuen Fortpflanzungsgemeinschaft, wie man sie in sich geschlechtlich fortpflanzenden Organismen findet. Solche Mutanten als Arten anzuerkennen, ist auch vom rein praktischen Standpunkt des Systematikers selten empfehlenswert. Es erleichtert die Übersicht, sie einstweilen als Formen, Varianten, Stämme oder Linien in Kollektiv- oder Gross-Arten zusammenzufassen.

Zusammenfassend kann man also sagen, dass Mutationen als solche nicht im Stande sind, neue Arten zu produzieren. Damit soll aber nicht bezweifelt werden, dass bei der Ausbildung von Isolationsmechanismen gewisse Mutationen wichtiger sind als

andere. Das gilt vor allem für diejenigen, die zur Kreuzungssterilität beitragen. Ein wirksamer Isolationsmechanismus kann aber nur aus Komplementärfaktoren aufgebaut werden. Das einfachste Schema ist $aabb \rightarrow_{aaBB}^{AAbb}$, und selbst dafür braucht man geographische Isolierung. Mutationen sind also bei der Artvermehrung wichtig, können sie aber nicht allein bewirken.

Chromosomen-Mutationen

In den Jugendjahren der Cytogenetik war die Ansicht weit verbreitet, dass Artentstehung mit drastischen karyologischen Veränderungen Hand in Hand ginge. Diese Hypothese beruht auf der richtigen Beobachtung, dass nahe verwandte Arten sich häufig nicht nur in der Zahl der Chromosomen, sondern auch in der Genanordnung durch Inversionen, Translokationen, Duplikationen usw. unterscheiden. Aber auch hier beging man den Fehler, typologisch zu denken. Wie White (1954, p. 379) richtig betont, darf man auch hier nicht vergessen, dass Arten Populationen sind und dass alle Neuheiten nur allmählich in den Genbestand einer Population eingebaut werden können: „In order to lead to permanent changes in the caryotype, structural changes have to be capable of surviving in the heterozygous condition for a certain period of time without lowering either the viability or the fertility of individuals to any considerable extent. If these conditions are not fulfilled, a rearrangement will be eliminated by natural selection, no matter how beneficial it might be in the homozygous state, before it has reached a frequency sufficient to give rise to homozygotes“.

Damit ist allerdings noch nicht erklärt, wie sich eine neue Translokation in einer Population durchsetzen kann, in Anbetracht der starken Herabsetzung der Lebensfähigkeit in der teilweise heterozygoten Übergangspopulation. Sewall Wright (1941) errechnete, dass hierfür die Wahrscheinlichkeit ansteigt, wenn die Populationsgrösse abnimmt. Spurway (1953) sah darin in der Tat die Erklärung für die Translokationen bei der italienischen Rasse *carnifex* von *Triturus cristatus*: „A colonization of Italy from the north consisted of crossing hundreds of barriers, some small and some large, and each would have first been effectively crossed by a single sperm-carrying female. Her descendants

would then spread out into a new area, and perhaps twenty or a hundred years later some of them would cross the next barrier. At each such barrier there would be the chance demonstrated by WRIGHT (1940, 1941) for a translocation or an inversion to establish itself. Doubtless other newts with the old chromosome arrangement would follow in the wake of the first colonists. But if a translocation had established itself in the homozygeous state beyond the barrier, the old gene order would be in a minority and would be wiped out by natural selection. The populations thus separated would be those most likely not to be swamped by subsequent gene flow and retain a recognizable identity". Es ist wichtig zu beachten, dass diese Chromosomen-Mutationen nicht einen eigenen Artentstehungsprozess darstellen, sondern dass sie nur eine Komponente der geographischen Variation sind. Geeignete Chromosomenmutationen können jedoch die zur Artentstehung nötige Zeitdauer der Isolierung wesentlich verkürzen.

Polyploidie

Die einzige einwandfrei nachgewiesene Form der sofortigen Artbildung ist die Polyploidie, eine Vervielfältigung der normalen Chromosomenzahl. Es ist allgemein bekannt, dass Polyploidie im Pflanzenreich weit verbreitet ist. Ob Polyploidie im Tierreich (d.h. bei sich geschlechtlich fortpflanzenden Tieren) überhaupt vorkommt, wird anscheinend noch heute von solchen Autoritäten wie WHITE und MATTHEY bezweifelt. Bestenfalls ist Polyploidie eine sehr seltene Erscheinung. Am wahrscheinlichsten sind Fälle bei Schmetterlingen (*Lycaena bellargus*, $n = 45$, L. *coridon*, $n = 90$; *Erebia tyndanus*, $n = 8$, *E. ottomana* $= 40$) (LORKOVIC 1949), bei Euphyllopoden (GOLDSCHMIDT 1953 *b*), bei verschiedenen Orthopteren (GOLDSCHMIDT 1953*a*), und bei Fischen. Häufiger kommt Polyploidie bei parthenogenetischen Tieren der verschiedensten Gruppen vor. Wenn eine Art nach der Polyploidisierung wieder zur zweigeschlechtlichen Fortpflanzung zurückkehrt, wie dies z.B. gelegentlich anscheinend bei Regenwürmern vorkommt, dann kann man das getrost als Artentstehung auf dem Weg der Polyploidie anführen.

Sich parthenogenetisch fortpflanzende Polyploide sind für den Systematiker ein heikles Problem. Morphologisch sind sie oft

kaum von der diploiden Elternart zu unterscheiden und werden deshalb oft als Rassen beschrieben. Tatsächlich gehören sie aber gar nicht zur elterlichen Fortpflanzungsgemeinschaft und sind deshalb, biologisch gesehen, richtiger als Arten zu betrachten.

Mit der Polyploidie haben wir die letzte der denkmöglichen Formen sofortiger Artentstehung besprochen. Wir kommen nun zu den verschiedenen möglichen Formen der allmählichen Artentstehung.

Allmähliche Artentstehung

Die verschiedenen Theorien der allmählichen Artentstehung gehen davon aus, dass normalerweise eine Art durch den genetischen Umbau einer Population entsteht und dass das nur allmählich und normalerweise ziemlich langsam vor sich gehen kann. Innerhalb des Rahmens, der durch diese allgemeine Annahme festgelegt ist, sind aber verschiedene Möglichkeiten vorhanden, die nun der Reihe nach besprochen werden müssen.

Sympatrische Artentstehung

Die, man möchte sagen, naive Theorie der allmählichen Artbildung ist die der sympatrischen oder sogenannten „ökologischen" Artentstehung. Sie beruht auf der Annahme, dass sich gewisse Individuen innerhalb einer Population ökologisch spezialisieren, sich dann in der neuen ökologischen Nische zu einer neuen Population umgestalten und schliesslich zu einer neuen Fortpflanzungsgemeinschaft werden. Solch ein Vorgang erscheint auf den ersten Blick durchaus plausibel und wird deshalb mit der Regelmässigkeit einer Uhr fast jährlich von irgendeinem Autor postuliert, ja Darwin selbst war ein Anhänger dieser Hypothese. Aber seit beinahe 100 Jahren ist sie immer wieder mit durchschlagenden Beweisen entkräftigt worden, wie z.B. von M. Wagner (1884), Seebohm (1888), Wallace (1889) und K. Jordan (1896, 1897, 1903), um einige der früheren Autoren zu nennen, oder von Mayr (1947) und Pitelka in der neueren Literatur.

Es würde zu weit führen, die Beweisgründe für und gegen nichtgeographische Artentstehung im einzelnen zu zitieren. Immerhin müssen einige Gesichtspunkte hier erörtert werden.

Arten im Anfangsstadium.

Bei jeder Form der allmählichen Artentstehung muss man einen hohen Prozentsatz von „werdenden Arten“ finden, das heisst Populationen, die bereits einige Eigenschaften von Arten haben aber noch nicht alle. Geographische Rassen und geographische Isolate sind solche „incipient species“ im Verlauf der geographischen Artentstehung. Ökologisch-biologische Rassen sind als das entsprechende Gegenstück für die sympatrische Artentstehung angeführt worden. Das hat sich aber als Begriffsverwirrung herausgestellt, denn es handelt sich bei den ökologisch-biologischen Rassen der Literatur um zwei recht verschiedene biologische Erscheinungen. Echte ökologische Rassen sind weiter nichts als geographische Rassen, deren Phänotypus besonders stark die Anpassung an die ortseigentümlichen Bedingungen widerspiegelt. Solche ökologische Rassen haben aber dieselben Eigenschaften wie alle andern geographischen Rassen und benötigen, wie sie, geographische Isolierung zur Vollendung der Artwerdung. Andere sogenannte biologische Rassen, die besonders häufig als „werdende Arten“ in einem sympatrischen Artbildungsvorgang angeführt werden, haben sich als echte Zwillingsarten (espèces jumelles, Cuénot) entpuppt. Hierher gehören die sogenannten biologischen Rassen der Malariamücke *Anopheles maculipennis*, viele Artengruppen in der Gattung *Drosophila* und in der Tat fast alle Fälle, die in der entomologischen und parasitologischen Literatur als biologische Rassen beschrieben worden sind. Die übliche Definition der biologischen Rasse als „eine morphologische nicht oder kaum sich unterscheidbare Population, die sich aber nicht mit der Stammart kreuzt“ deutet darauf hin, dass der ganze Begriff der biologischen Rasse weiter nichts als ein Artefakt eines morphologischen Artbegriffs ist. Im Rahmen einer biologischen Artauffassung spielt ja der Grad der morphologischen Verschiedenheit gar keine Rolle. Eine ausführliche Übersicht über das Problem der biologischen Rassen und Zwillingsarten wird an anderer Stelle gegeben werden (Mayr MS.).

Einen Sonderfall stellen die Wirtsrassen der Insekten dar, die sich auf bestimmte Pflanzenwirte spezialisieren .Eine sorgfältige Analyse der bisher veröffentlichten Fälle deutet darauf hin, dass sich auch solche Wirtsrassen nicht ohne geographische Isolierung

zu Arten umbilden können. Immerhin findet man hier Situationen, die einer weiteren Analyse bedürfen. Drei Punkte darf man hierbei nicht übersehen: 1) Wirtsspezifische Arten haben die normale genetische Variation aller sich geschlechtlich fortpflanzender Arten und besitzen meistens Genotypen, die unter günstigen Umständen auch auf anderen Wirtsarten leben können. 2) Eine nicht-genetische Anpassung, „conditioning", an einen neuen Wirt ist im Allgemeinen nur eine teilweise „Geschmacksverschiebung", keineswegs eine „Alles oder Nichts"-Erscheinung, und ist ausserdem rückgängig. Solch ein „conditioning" unterbindet keineswegs einen Gen-Austausch zwischen den beiden Wirtsrassen. 3) Während der Ausbreitungsphase, die im Lebenszyklus einer jeden Art vorkommt, findet ein Genaustausch zwischen den werdenden Rassen statt, mindestens durch die Männchen, selbst dann, wenn die Weibchen sich nicht von der Wirtspflanze entfernen. Diese und andere Schwierigkeiten machen eine Artentstehung auf dem Wege von sympatrischen Wirtsrassen höchst unwahrscheinlich.

Ökologische oder biologische Rassen sind also durchaus keine „werdenden Arten" (incipient species). Entweder handelt es sich um Zwillingsarten, die bereits Voll-Arten sind ohne sich jedoch morphologisch geändert zu haben, oder es handelt sich um räumlich getrennte Rassen, die sich, genetisch gesprochen, in nichts von anderen geographischen Rassen unterscheiden. Sie sind also auf keinen Fall eine Stütze für die Hypothese einer sympatrischen Artbildung.

Die Anhänger der sympatrischen Artbildung haben zum Teil ihre Hypothesen auf Voraussetzungen gestützt, die sich nicht bestätigt haben: *a)* dass die phänotypisch oder genetisch ähnlichsten Individuen einer Population sich bei der Fortpflanzung vorziehen (Homogamie) (siehe Mayr 1947); *b)* dass eine Vorliebe für eine ökologische Spezialsituation innerhalb des Biotops verknüpft sei mit einer Auswahl von Paarungspartnern mit derselben ökologischen Spezialisierung; *c)* dass Individuen solche Biotope oder ökologische Nischen auswählen, für die sie genotypisch präadaptiert sind; und *d)* dass es gewisse Evolutionserscheinungen gibt, wie z.B. die Artenschwärme der Gammariden im Baikal-See und die der Cichliden im Tanganyika-See, die nur durch sympatrische Artentstehung erklärt werden können. (Siehe aber Rensch 1933, Brooks 1950). Keine dieser Annahmen stimmt.

Es kann gezeigt werden, dass all die verschiedenen Beweisgründe, die für die Hypothese der sympatrischen Artentstehung angeführt worden sind, nicht stichhaltig sind. Man kann aber noch weiter gehen und nachweisen, dass diese Hypothese grössere Schwierigkeiten hervorruft, als sie zu beseitigen glaubt. Eine Artentstehungshypothese hat nur dann einen Wahrscheinlichkeitswert, wenn sie den Schwierigkeiten gerecht wird, die durch die Gendurchmischung während der Ausbreitungsphase und durch den Faktorenaustausch während der geschlechtlichen Fortpflanzung verursacht werden. Das kann aber die Hypothese der sympatrischen Artentstehung nicht, da sie vergisst, dass die Population und nicht das Individuum der Baustein der Artbildung ist.

Geographische Artbildung

Dass eine geographische Absonderung eine notwendige Vorbedingung der Artbildung ist, fühlten schon Leopold von Buch (1825) und andere Vorläufer. Moritz Wagner (1868) war jedoch der eigentliche Vater der Theorie der geographischen Artentstehung, deren Allgemeingültigkeit dann vor allem von Karl Jordan (1896, 1905, siehe auch Mayr 1956) erwiesen wurde. Die Beweise für diese Theorie sind so überwältigend (Rensch 1933, Mayr 1942) dass die Zahl der Zweifler (z.B. Goldschmidt 1940) immer kleiner geworden ist. Merkwürdigerweise ist es jedoch erst in den letzten paar Jahren vollkommen klar geworden, warum geographische Isolierung für die Artentstehung so unentbehrlich ist. Um das zu verstehen musste man über die atomistische Genetik hinwegkommen, die nicht nur jedes Gen als einen unabhängigen Wirkungskreis betrachtete, sondern auch dazu neigte, jedes Merkmal als das Produkt eines spezifischen Gens anzusehen.

Die moderne Genetik hat, man möchte sagen, eine viel holistischere oder funktionellere Einstellung. Ein Merkmal ist das Produkt des gesamten Genkomplexes, und die verschiedenen Erbfaktoren müssen harmonisch bei der Entwicklung eines Charakters zusammenwirken. Lebensfähigkeit und Selektionstüchtigkeit eines Individuums hängen also davon ab, wie gut die verschiedenen Gene aufeinander eingespielt sind. Günstige Kombinationen werden durch Auslese erhalten, ungünstige eliminiert. Die Wertigkeit eines Gens ist also nicht etwas absolutes, sondern

sie hängt davon ab, wie gut das Gen nicht nur in seine äussere, sondern auch in seine genetische Umwelt hineinpasst. Die Gene, die zusammen das Gen-Reservoir einer Population oder einer Art ausmachen, sind wie es DOBZHANSKY ausgedrückt hat, das Produkt einer Ko-adaptation. Und damit wird plötzlich die Rolle der geographischen Isolierung klar: der harmonische Umbau eines Genkomplexes kann nur dann ungestört vor sich gehen, wenn er nicht dauernd durch die Masseneinwanderung fremder Gene gestört wird, und dazu ist räumliche Isolierung nötig (MAYR 1954). Die geographische Isolierung ist also etwas ganz anderes als die genetischen Isolationsmechanismen. Es wäre vollkommen falsch zu sagen, Arten können entweder durch geographische Isolierung oder durch den Ursprung von Isolationsmechanismen entstehen. Solch eine Alternative ist Unsinn. Arten können sich nur erhalten, wenn sie genetische Isolationsmechanismen haben. Die Unentbehrlichkeit der geographischen Isolation besteht darin, dass sie den harmonischen genetischen Umbau ermöglicht, der für die Entstehung der neuen arteigenen Isolationsmechanismen nötig ist.

Eine grosse geographische Schranke ist nun nicht immer nötig (Nr. 11). Wie SEWALL WRIGHT (1943) und andere nachgewiesen haben, ist der Genaustausch zwischen Nachbarpopulationen einer Art oft genügend abgebremst, so dass weitentfernte Populationen einer Art Genkombinationen haben, die sich wie Isolationsmechanismen zueinander verhalten. Fälle wie der von *Drosophila pallidipennis*, wo die südamerikanische Rasse (*pallidipennis)* und die mexikanische Rasse *(centralis)* unfruchtbar miteinander sind, sind gar nicht selten. In einem solchen Falle brauchen nur die Zwischenpopulationen auszusterben, und schon hat man zwei getrennte Fortpflanzungsgemeinschaften, d.h. zwei Arten (Nr. 12).

Die Frage wird manchmal aufgeworfen, ob Artbildung stattfinden kann, wenn zwei Populationen, die ökologisch recht verschieden sind, in einer Grenzzone ineinander übergehen (Semigeographische Artentstehung) (Schema Nr. 10). Kann der Selektionsdruck in den beiden Nachbargebieten die zwei Populationen immer weiter auseinander treiben, bis schliesslich die bisher einheitliche Art entlang der Grenzzone auseinanderreisst ? Alle uns bekannten Tatsachen sprechen gegen eine solche Möglichkeit. Wir kennen hunderte von Fällen, wo lange isolierte Populationen wie z.B. Ra-

ben- und Nebelkrähen (*Corvus corone* und *cornix*) in einer solchen Grenzzone sekundär zusammenkamen und trotz der Schmalheit der Bastardzone (die für eine Gegenauslese gegen die Bastarde spricht) in mindestens 3000-4000 Jahren auf dem Wege zur Artwerdung keineswegs weiter gekommen sind. Die Beständigkeit solcher Bastardzonen hat verschiedene Gründe. In manchen Fällen besteht eine Spezialanpassung der Bastarde auf die Grenzzone, was die Brücke festigt. In anderen Fällen wird der Effekt der Gegenauslese durch die dauernde Introgression von Nachbargenen über die Grenzzone hinweg kompensiert. Selbst wo die ökologischen Verhältnisse auf beiden Seiten der Grenzzone ziemlich verschieden sind, können sich hier anscheinend Isolationsmechanismen nicht entwickeln. Die Wahrscheinlichkeit für das gelegentliche Vorkommen semigeographischer Artentstehung erscheint äusserst gering.

Man darf den Ausdruck „geographische Trennung" nicht zu wörtlich nehmen. „Räumliche Trennung" wäre vielleicht ein genauerer Fachausdruck, denn das einzige worauf es ankommt, ist die Ungestörtheit des abgetrennten Genreservoirs. Bei Parasiten z.B. wird der Genfluss unter Umständen dann abgeschnitten, wenn ein Parasit eine Kolonie auf einem neuen Wirt gründet. Solch eine räumliche Trennung ist biologisch der geographischen Trennung in freilebenden Arten völlig gleichwertig.

Ich möchte hier besonders hervorheben, dass sich bei hermaphroditisch, parthenogenetisch oder sonst aberrant fortpflanzenden Tieren allerlei interessante Erscheinungen finden, die noch nicht völlig geklärt sind und auch solange nicht gedeutet werden können, bis die Systematik dieser Formen geklärt ist. Dies gilt vor allem für Nematoden, Rotatorien und Cladocera. Die Wichtigkeit einer gesunden und regen Systematik für die Lösung biologischer Fragen muss immer wieder betont werden. Aus dem gleichen Grund können wir bisher auch nichts über Artbildung bei allen sich teilweise vegetativ fortpflanzenden Gruppen sagen, wie z.B. den Schwämmen, Cölenteraten (Hydrozoen) und Bryozoen. Da sich alle diese Formen, so weit ich weiss, auch geschlechtlich fortpflanzen, dürften sie eine normale Populationsstruktur haben und infolgedessen auch eine normale Artentstehung.

Vielleicht sollte ich hier noch GOLDSCHMIDT's „systemic mutations" erwähnen, diese hypothetischen Grossmutationen,

die mit einem Schritte nicht nur neue Arten sondern selbst Gattungen, Familien und Grosskategorien hervorrufen sollen (GOLDSCHMIDT 1940). GOLDSCHMIDT's rein typologische Hypothese vergisst völlig, dass solche Monstrositäten (wie GOLDSCHMIDT sie selber nennt) entweder in die Elternpopulation hineinpassen müssen oder fähig sein müssen, sofort eine neue lebensfähige Fortpflanzungsgemeinschaft zu gründen. Die Wahrscheinlichkeit, dass sie damit Erfolg haben, ist so astronomisch minimal, dass solche Monstrositäten in enormsten Mengen erzeugt werden müssten, damit dann oder wann eine erfolgreich ist. Die Tatsachen widersprechen dieser Annahme ganz und gar. GOLDSCHMIDT's Hypothese ist so entscheidend von allen führenden Evolutionsforschern widerlegt worden, dass sich alle weitere Diskussion erübrigt.

Ich hoffe, dass diese kurzen Ausführungen dazu beigetragen haben, den Fragenkomplex der Artentstehung etwas zu klären. Artbildung ist kein morphologisches Problem, auch nicht ein genetisches Problem im Sinne der Mutationisten. Man kann das Problem der Artentstehung nur dann lösen, wenn man die biologische Bedeutung der Art versteht. Eine Art ist eine isolierte Fortpflanzungsgemeinschaft, und Artentstehung ist deshalb die genetische Verfestigung einer neuen Fortpflanzungsgemeinschaft. Zahllose Hypothesen, wie dies vor sich gehen könnte, sind aufgestellt worden, die sich in ein Schema von 12 denkmöglichen Methoden einreihen lassen. In Wirklichkeit kommen jedoch nur Polyploidie und geographische Artbildung in Frage, im Tierreich beinahe ausschliesslich die letztere.

LITERATUR

BROOKS, John Langdon. 1950. *Speciation in ancient lakes.* Quart. Review Biol. 25 (1): 30-60; (2): 131-176.

DARWIN, Charles. 1859. *On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favored races in the struggle for life.* John Murray, London.

DOBZHANSKY, Theodosius. 1951. *Genetics and the origin of species.* Columbia Univ. Press, New York.

GOLDSCHMIDT, Elisabeth. 1953a. *Multiple sex-chromosome mechanisms and polyploidy in animals.* Journ. Genetics, 51 (2): 434-440.

— 1953b. *Chromosome numbers and sex mechanism in Euphyllopods.* Experientia 9 (2): 65-66.

GOLDSCHMIDT, Richard. 1940. *The Material basis of evolution.* Yale Univ. Press, New Haven.

HSU, T. C. 1952. *Chromosomal variation and evolution in the virilis group of Drosophila.* Univ. Texas Publ. 5204: 35-72.

HUXLEY, Julian. 1942. *Evolution, the modern synthesis.* George Allen and Unwin Ltd., London.

JORDAN, Karl. 1896. *On mechanical selection and other problems.* Novit. Zool. 3: 426-525.

— 1905. *Der Gegensatz zwischen geographischer und nichtgeographischer Variation.* Z. wiss. Zool. 83: 151-210.

LORKOVIC, Z. 1949. *Chromosomen-Vervielfachung bei Schmetterlingen und ein neuer Fall fünffacher Zahl.* Rev. suisse Zool. 56: 243-249.

MAYR, Ernst. 1942. *Systematics and the origin of species.* Columbia Univ. Press, New York.

— 1947. *Ecological factors in speciation.* Evol. 1: 263-288.

—. 1954. *Change of genetic environment and evolution. Evolution as a process.* Edit. J. Huxley, A. C. Hardy, and E. B. Ford. George Allen and Unwin Ltd., London.

— 1956. *Karl Jordan's contribution to current concepts in systematics and evolution.* Trans. Royal Entom. Soc. London, Jordan Volume: 45-66.

PATTERSON, J. T. 1952. *Revision of the montana complex of the virilis species group.* Univ. Texas Publ. 5204: 20-34.

— and W. S. STONE. 1952. *Evolution in the genus Drosophila.* Macmillan Co., New York.

RENSCH, B. 1933. *Zool. Systematik und Artbildungsproblem.* Verh. Dtsch. Zool. Ges., 1933: 19-83.

SPURWAY, H. 1953. *Genetics of specific and subspecific differences in European newts.* Symposia of the Soc. Exp. Biol. 7, Evolution. pp. 200-237.

WHITE, M. J. D. 1954. *Animal Cytology and Evolution.* Cambridge Univ. Press.

WRIGHT, Sewall. 1940. *Breeding structure of populations in relation to speciation.* Amer. Nat. 74: 232-248.

— 1941. *On the probability of fixation of reciprocal translocations.* Amer. Nat. 75: 515-522.

— 1943. *Isolation by distance.* Genetics, 28: 114-138.

— 1949. *Population structure in evolution.* Proc. Amer. Phil. Soc. 93: 471-478.